

# CAPITULO 11

## guanacos

11

RESERVA DE  
VIDA SILVESTRE  
**SAN  
PABLO  
DE  
VALDÉS**  
10 AÑOS



# GUANACOS: APORTES AL ESTUDIO DE LOS MECANISMOS DE REGULACIÓN POBLACIONAL Y SU RELACIÓN CON LA DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO

***Guanacos: contributions to the study of population-regulation mechanisms and their links to resource availability***

**Andrea Marino\* & Victoria Rodríguez**

Instituto Patagónico para el Estudio de los Ecosistemas Continentales (IPEEC-CONICET-CENPAT). Boulevard Brown 2915, Puerto Madryn (U9120ACD), Chubut, Argentina.

\* marino@cenpat-conicet.gob.ar

**Palabras clave:** capacidad de carga, defensa de recursos, grandes herbívoros, organización social, pastoreo.

**Key words:** carrying capacity, resource defense, large herbivores, social organization, grazing.

**Resumen.** El principal objetivo del monitoreo de guanacos de la Reserva de Vida Silvestre San Pablo de Valdés (RSPV) es generar información útil para el manejo de la reserva, con énfasis en una línea de base y seguimiento posterior que permita registrar cambios poblacionales y comportamentales luego del cese de la actividad ganadera y la implementación del área protegida. En este capítulo se presentan resultados obtenidos a partir de dicho seguimiento, en combinación con proyectos de investigación desarrollados en el área durante 10 años de trabajo. Se resume información sobre el crecimiento poblacional, la organización social, el reclutamiento y la habituación a la presencia de vehículos. También se reportan patrones de distribución espacial y sus relaciones con la disponibilidad de alimento, así como la variabilidad en la capacidad de carga de las principales comunidades vegetales de la RSPV. Por último, se interpretan los resultados obtenidos a la luz de las hipótesis de regulación poblacional y se discuten las implicancias de los mismos para el manejo y la conservación de las poblaciones de guanacos y los pastizales patagónicos.

**Abstract.** The main goal of the guanaco monitoring program at the Reserva de Vida Silvestre San Pablo de Valdés (RSPV) is to generate relevant information to support management decisions, with emphasis on a baseline and the subsequent monitoring to allow the detection of population and behavioral changes after the creation of the reserve. In this chapter we present the results obtained after 10 years of combined effort between this program and several research projects conducted in the area. We report results on population growth, social organization, recruitment and habituation to motorized vehicles. We also report local spatial patterns and their link to food availability and the variability in the carrying-capacity of the main vegetation communities in the RSPV. Finally, we interpret our findings in the light of the hypotheses of population regulation and discuss their implications in terms of management and conservation of guanaco populations and Patagonian grasslands.

## GUANACOS

### INTRODUCCIÓN

El guanaco (*Lama guanicoe*) es el único ungulado nativo en la estepa patagónica y cumple un rol ecológico fundamental. Por ser el herbívoro dominante en estos ecosistemas, ha tenido una influencia primordial en la evolución de las comunidades vegetales. Además, es presa principal del depredador tope (*Puma concolor*) y ha sido utilizado como recurso tanto por los pueblos originarios como por los pobladores que se asentaron luego de la colonización europea. Su importancia ecológica y sus características distintivas lo convierten en una de las especies emblemáticas de la Patagonia. Una de las características excepcionales de esta especie es su sistema de apareamiento, descrito como poliginia por defensa de recursos (Franklin 1983), en el que la defensa territorial es un factor determinante de la distribución espacial de los individuos en el paisaje (Raedeke 1979). Las principales unidades sociales en este sistema son: los grupos familiares (Fig. 1a), compuestos por un macho adulto que defiende el territorio donde un grupo de hembras con las crías de ese año (chulengos) se alimentan (Fig. 1b); los grupos de solteros, compuestos principalmente por juveniles y machos adultos (Fig. 1c); y los machos solitarios. En las poblaciones migratorias también se observan grupos mixtos, compuestos por todas las categorías. Tanto los machos como las hembras juveniles son expulsados de los grupos familiares por el macho territorial antes de cumplir un año de edad, usualmente al inicio de la temporada reproductiva. Los machos jóvenes suelen incorporarse a grupos de solteros mientras que las hembras suelen hacerlo a grupos familiares nuevos o ya existentes (Franklin 1983). La particularidad de este sistema social y de sus implicancias ecológicas, en conjunto con una serie de adaptaciones anatómico-fisiológicas a los ambientes áridos, distingue

al guanaco -y a su pariente, la vicuña (*Vicugna vicugna*)- de la gran mayoría de los ungulados, incluyendo al ganado doméstico introducido en la región.

### CONTEXTO

La introducción del ganado ovino en la región patagónica a fines del siglo XIX desencadenó una serie de procesos que impactaron sobre todo el ecosistema. Por un lado el manejo inadecuado del ganado provocó una degradación de la vegetación y de los suelos en grado variable de acuerdo a la zona (Golluscio et al. 1998); por el otro esta actividad implicó la persecución generalizada de la fauna silvestre. Las poblaciones de guanacos, consideradas históricamente como el principal competidor del ganado ovino, se vieron reducidas drásticamente. La exclusión competitiva, la caza indiscriminada y la degradación del hábitat son consideradas los principales factores responsables de esta reducción (Baldi et al. 2006). Como consecuencia de la alarmante caída poblacional, a fines de los años noventa la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) recomendó el cese de importación de productos de guanacos provenientes de la Argentina, interrumpiendo la explotación comercial de la especie, hasta ese momento centrada en la exportación de cueros. Estas medidas, en conjunto con el posterior abandono de campos de baja rentabilidad ganadera y la creación de algunas reservas, han colaborado con el aumento de las densidades de guanacos en algunas zonas. Este fenómeno es más evidente en las provincias de Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego, en las cuales la menguada sustentabilidad económica y ecológica de la producción ovina extensiva ha intensificado la percepción negativa de los ganaderos. Este sector suele adjudicarle a los guanacos la reducción del potencial pro-



FIG.  
1 a

ductivo de sus campos por competencia directa con el ganado (por forraje y agua) y por una eventual degradación del pastizal por sobrepastoreo. Por estas razones existe una presión considerable sobre las agencias de manejo para reducir las densidades de guanacos bajo el supuesto de favorecer la producción ovina (Marino & Rodríguez 2016). La Península Valdés (PV) es un caso particular de este conflicto ya que en 1993 fue declarada área protegida con recursos manejados (categoría VI de la UICN) y Reserva de la Biósfera en 2014, por lo que se suma además el conflicto entre los objetivos de manejo de una reserva natural y los intereses de los propietarios de la tierra.

En este contexto, es indispensable contar con información científica sólida que permita comprender el funcionamiento del sistema en cuestión y planear medidas de manejo que promuevan la sustentabilidad ecológica y económica en el largo plazo. El estudio de la dinámica poblacional y su interacción con los recursos disponibles es particularmente complejo en especies longevas como los guanacos. Por un lado es necesario contar con series de datos de muchos años, las cuales todavía son escasas. Por otro, la multiplicidad de factores que pueden afectar estas relaciones dificulta la interpretación de los patrones observados. En este sentido, las reservas de vida silvestre libres de ganado son particularmente útiles para estudiar la dinámica poblacional de los guanacos, acoplada a la de la vegetación, dado que permiten evaluar el efecto aisla-

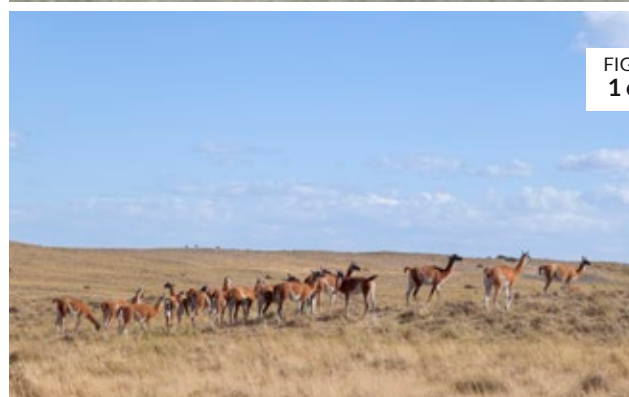
FIG.  
1 bFIG.  
1 c

Figura 1. Guanacos en San Pablo de Valdés. a) Grupo familiar; b) hembra adulta con chulengo; c) grupo de solteros. Fotos: Darío Podestá.

do de la fauna silvestre sobre el ambiente. Este enfoque aporta un valioso marco de referencia sobre el cual abordar el estudio de las interacciones entre los herbívoros nativos y la actividad ganadera. En este capítulo reportamos algunos de los resultados obtenidos a partir de 10 años de monitoreo de la población de guanacos de la Reserva de Vida Silvestre San Pablo de Valdés (RSPV) y sus implicancias en el contexto actual.

## MONITOREO DE GUANACOS EN LA RSPV

El seguimiento de la población de guanacos de la RSPV comenzó informalmente en el año 2006, al año siguiente de la creación de la reserva y remoción del ganado ovino (véase Arias et al., este libro). En el año 2009 se formalizó el programa de monitoreo de guanacos cuyo principal objetivo es generar información útil para el manejo de la RSPV, con énfasis en una línea de base y seguimiento posterior que permitan registrar cambios poblacionales y comportamentales luego del cese de la actividad antrópica/ganadera. Al acoplar este monitoreo con proyectos de investigación que se desarrollan en la zona se espera que los datos obtenidos contribuyan a la comprensión de los procesos ecológicos que regulan las densidades de guanacos en ausencia de ganado.

### Relevamientos poblacionales

El seguimiento de la población de guanacos se basa principalmente en relevamientos anuales que permiten estimar la densidad poblacional, variables de la estructura poblacional y social, y distribución espacial. Estos muestreos se llevan a cabo luego de la temporada de pariciones que se concentra en noviembre-diciembre y se realizan desde los caminos disponibles. Cuando es posible, se extienden a los campos vecinos para poder evaluar los cambios observados dentro de la RSPV en el contexto del estrato ambiental en que se encuentra ubicada. Dicho estrato, que abarca la porción sur de PV, constituye la zona más productiva del área protegida (véase Pazos et al., este libro).

La metodología consiste en el registro de los grupos detectados por dos observadores ubicados en la caja de un vehículo tipo pick-up. Entre otros datos, se registra el tamaño del grupo, y siempre que es posible, su composición en términos de sexos y clases de edad; la distancia desde el camino al grupo, el azimut del grupo y de la dirección del camino, y la posición geográfica. Dependiendo de su composición y comportamiento, los grupos se clasifican

como: familiares (un macho adulto y una o más hembras, con o sin chulengos); grupos de solteros (compuestos principalmente por machos, juveniles y adultos); machos solitarios; y grupos indeterminados (si se encuentran demasiado alejados como para determinar su composición). Cabe aclarar que en la PV los guanacos son sedentarios, por lo que no existen grandes grupos migratorios que se desplacen distancias considerables como en otras zonas.

A partir de cada relevamiento post-reproductivo se estima la proporción de chulengos por hembra adulta. Esta medida resulta de varios procesos demográficos, incluidos la tasa de fecundidad y la supervivencia post-natal, y se lo considera un estimador de la tasa de reclutamiento, es decir de la cantidad de individuos que se suman a la población en cada temporada reproductiva. Exceptuando el año 2007, los relevamientos post-reproductivos se han realizado todos los años desde 2006 hasta 2016. Adicionalmente, se realizan relevamientos en otros momentos del año con el objetivo de conocer la variación intra-anual de las medidas mencionadas. La baja variabilidad en las mismas confirma el carácter sedentario de la población de estudio. Con el objetivo de aproximar las tasas de mortalidad, se registra información relevante (edad, sexo, causa de muerte) correspondiente a los guanacos muertos encontrados durante relevamientos planificados o de manera oportunista.

Luego de evaluar distintos diseños para la estimación de densidad, actualmente contamos con uno acorde a nuestros objetivos, el cual consiste en recorrer los 24 km de la red interna de caminos de la RSPV, distribuidos en 13 transectas (Fig. 2). El recorrido atraviesa siete de las ocho comunidades vegetales (CV) presentes en la RSPV, de las cuales las cinco principales están incluidas en el monitoreo de vegetación (CV1, CV2, CV3, CV4 y CV5; Pazos et al., este libro). Al menos dos transectas atraviesan cada una de estas comunidades, excepto en el caso de la CV2. El objetivo de dividir los caminos en al menos dos transectas en cada comunidad contemplada en el monitoreo de vegetación es contar con una mínima estimación de la variabilidad espacial de las tasas de encuentro de guanacos dentro de cada una de ellas (Fig. 2). La CV2 no está lo suficientemente representada en la red de caminos por lo que no se la considera en el análisis de patrones locales. La superficie relevada abarca aproximadamente 44 km<sup>2</sup>, representando un 60% del total de la RSPV (Fig. 2). A partir de los censos, se realizan las estimaciones de densidad poblacional empleando el método Distance Sampling (Buckland et al. 1993), cuya descripción es provista en el Anexo I.

### Respuesta a los vehículos

Teniendo en cuenta que la caza de guanacos suele rea-

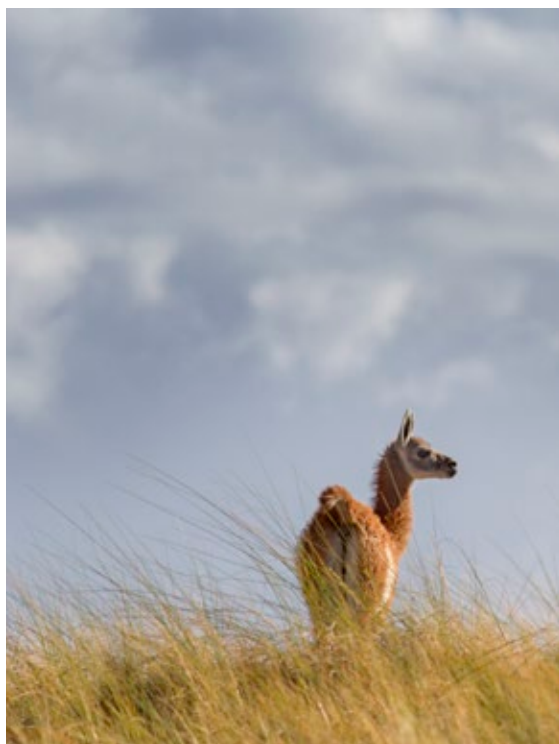
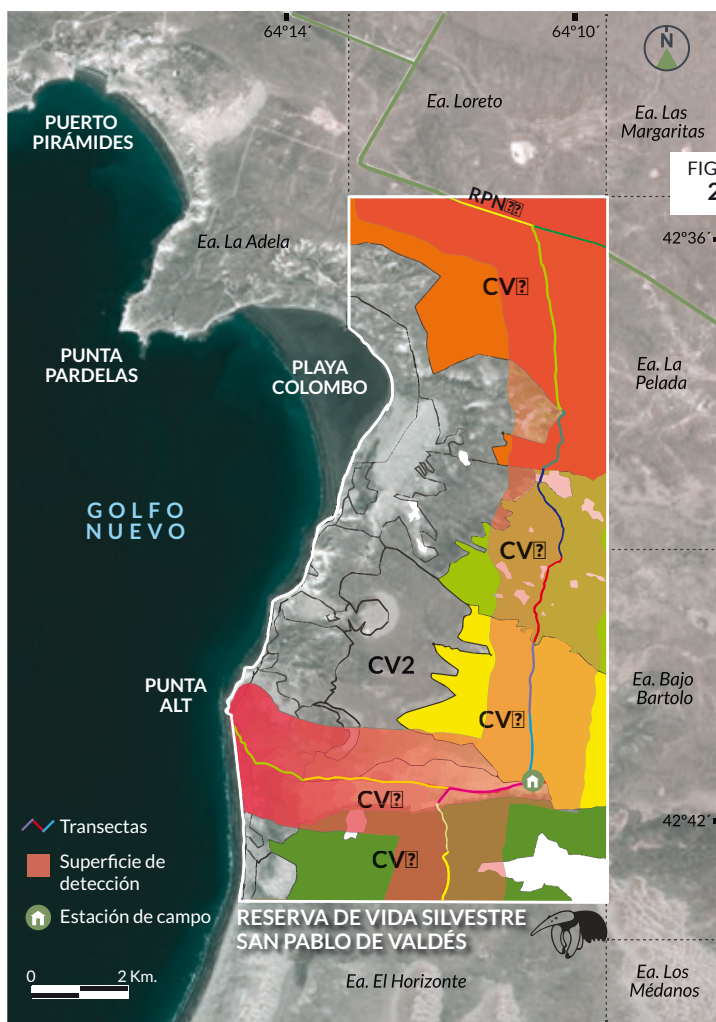


Figura 2. Mapa de la RSPV mostrando las transectas correspondientes al monitoreo de la población de guanacos en relación a las comunidades vegetales (CV) mapeadas en la RSPV (véase Pazos et al., este libro). Los estratos coloreados indican las comunidades vegetales en las que se integra el monitoreo de guanacos con el monitoreo de vegetación. También se indica la superficie de detección aproximada durante los relevamientos poblacionales. La distancia máxima desde el camino a la que suelen detectarse los grupos en la RSPV es de 1000-1200 metros.



lizarse desde vehículos que circulan por los caminos, la respuesta ante estos últimos suele relacionarse con la presión de caza. Además de los datos mencionados previamente, durante los primeros años del monitoreo se registró la reacción de cada grupo observado ante la presencia del vehículo. Esta respuesta se clasificó en una de dos categorías en función de si el grupo huyó al detectar el mismo o no lo hizo. A partir de estos datos se estudió el proceso de habituación de los guanacos ante los vehículos luego de la conversión del establecimiento ganadero en reserva de vida silvestre. Se evaluó el efecto de distintos factores sobre esta variable, expresada como probabilidad de huida, mediante modelos lineales generalizados. Los factores evaluados incluyeron el año, la presencia de chulengos, la identidad de la transecta como medida de disturbio relativo (más o menos transitada) y la distancia al camino (Marino & Johnson 2012).

### Crecimiento poblacional

Con el objeto de evaluar si el crecimiento de la población de la RSPV puede explicarse solamente con la producción de chulengos, es decir que se comporta como una unidad cerrada, se comparó la trayectoria de una población teórica que crece únicamente por el aporte de chulengos observado, con las densidades observadas a campo durante el período 2006-2012. Para generar la trayectoria teórica se proyectó la población estimada en el año 2006, utilizando el reclutamiento observado cada año como medida de fecundidad y asumiendo una supervivencia máxima (0,99). Si bien el supuesto de supervivencia máxima es irreal ya que es improbable que no haya muertos en condiciones naturales, hace más conservativa la puesta a prueba de la hipótesis de interés. Se asumió una longevidad de 11 años y la primera reproducción a los tres años.



## Oferta forrajera

Para estudiar los hábitos de forrajeo de los guanacos en la RSPV se colectaron muestras de heces de bosteaderos localizados en cada una de las comunidades vegetales monitoreadas (véase Pazos et al., este libro). A partir de estas, se determinó la composición de la dieta a nivel de género mediante análisis histológicos (Laboratorio de Microhistología Vegetal, INTA Bariloche). Estos datos permitieron caracterizar la dieta en función de la proporción de plantas gramíneas (pastos perennes) y leñosas (arbus-

tos y subarbustos). Los resultados preliminares sobre los hábitos dietarios indican que los pastos perennes, grupo que abarca las especies de mayor valor forrajero del área, son el principal componente de la dieta de los guanacos en la RSPV, siendo los principales géneros *Panicum* sp. (tupe), *Piptochaetium* sp. (flechilla negra), *Sporobolus* sp. (unquillo), *Stipa* sp. (flechillas) y *Poa* sp. (coirón poa y pasto hebra; Pazos et al. 2013).

Una herramienta útil para evaluar la variación interanual en la oferta forrajera son los índices verdes derivados de sensores remotos. En este estudio se utilizó el índice EVI (Enhanced Vegetation Index) derivado de imágenes MODIS de 250 metros de resolución espacial, obtenido de forma libre del U.S. Geological Survey (<<https://lpda-ac.usgs.gov>>). El promedio de las 23 imágenes disponibles para el año previo a cada relevamiento post-reproductivo se utilizó como un indicador de la disponibilidad relativa de alimento (Pettorelli et al. 2005). A su vez, dicho promedio se dividió por la densidad poblacional correspondiente, obteniendo una medida relativa de disponibilidad de alimento per capita (Marino et al. 2014). Si bien estos índices permiten explorar relaciones entre la densidad y el reclutamiento con la variación en la disponibilidad de alimento, sólo permiten aproximarse a la oferta forrajera en términos relativos.

Con el objetivo de estimar la disponibilidad anual de pastos perennes como una medida de la oferta forrajera de





pastos de la RSPV, durante la última fase del programa de monitoreo (2010-2015) se instalaron 34 jaulas anti-herbivoría (clausuras) en las principales comunidades vegetales (CV1-6; para una descripción de las CV véase Pazos et al., este libro) sobre parches representativos de la heterogeneidad de cada CV. Las clausuras, que abarcan parcelas de 0,5 x 0,5 m, se dispusieron cada año durante la primavera y la biomasa aérea resultante fue cosechada un año más tarde, secada en estufa y pesada. Se estimó la disponibilidad de pastos perennes por unidad de superficie para cada CV extrapolando la biomasa de las clausuras al área de la CV correspondiente. Cabe mencionar que las jaulas sólo incluyen pastos perennes y que los guanacos también consumen arbustos, hierbas y pastos anuales (Baldi et al. 2004; Pazos et al. 2013) por lo que nuestra estimación subestima la cantidad de alimento disponible. En otras palabras, se espera que la disponibilidad forrajera total sea mayor a la considerada en este ensayo.

### Cálculo de la capacidad de carga de los pastizales

La capacidad de carga (CC) o receptividad de un pastizal es la densidad máxima de herbívoros que puede soportar ese ambiente sin deteriorarse (Vallentine 2000). Cabe recordar que en este trabajo se estimó la CC anual de las comunidades vegetales monitoreadas solamente considerando los pastos perennes, por lo que es una subestimación de la CC total. Para el cálculo se consideró que un guanaco adulto consume diariamente una cantidad de forraje equivalente al 2% de su peso vivo (San Martín & Bryant 1989) y un chulengo el 34% del consumo de un adulto (Von Thüngen 2003). El peso corporal estimado para los guanacos adultos de la zona es de 75 kg y las hembras preñadas pueden alcanzar los 110 kg (Von Thüngen 2003). Asumiendo una proporción sexual 1:1 y que la mitad de las hembras reproduce cada año (véase sección sobre reclutamiento más abajo), estimamos un peso medio ponderado para un guanaco adulto de 85 kg, que consumiría 620 kg de biomasa seca por año. La disponibilidad forrajera anual considerada es la que se estimó a partir de la biomasa de pastos cosechada cada año en las clausuras. Se consideró que los guanacos pueden consumir el 50% de la disponibilidad forrajera sin causar deterioro ambiental (Factor de uso=0,5). Este valor fue determinado por Von Thüngen (2003) en un ensayo con animales en semi-cautiverio. La CC anual se calculó de la siguiente manera:

$$CC \text{ anual } \left( \frac{\text{guanacos}}{\text{ha}} \right) = \frac{\text{Disponibilidad anual (kg/ha)} * 0,5}{620 \text{ (kg/guanaco)}}$$

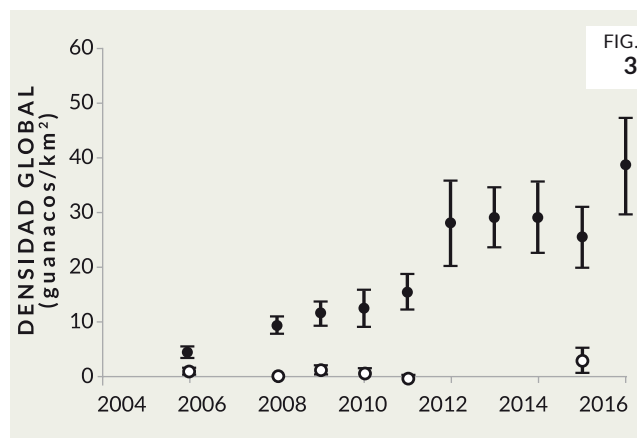


Figura 3. Densidad poblacional post-reproductiva dentro de la RSPV (círculos negros) y en campos cercanos en la zona sur de PV (círculos blancos) durante el período monitoreado. Las barras representan los errores estándar de las estimaciones.

## ALGUNOS RESULTADOS

### Crecimiento poblacional

La densidad de guanacos dentro de la RSPV aumentó desde 3,95 (±1,05) en 2006 a 38,5 (±8,9) guanacos/km² en 2016. Durante este período, la densidad promedio estimada para el estrato sur de PV, donde se localiza la RSPV, fue de 1,14 (±1,18) guanacos/km², manteniéndose menor a 1 la mayoría de los años (Fig. 3). La densidad actual en la RSPV es la mayor reportada en toda la PV, a pesar de estar ubicada en la zona de menor densidad histórica de guanacos del área protegida (Baldi et al. 1997). Este resultado indica que la zona sur de PV es un hábitat adecuado para la especie y que su baja densidad es presumiblemente consecuencia de factores antrópicos, principalmente de las características de la actividad ganadera que se desarrolla sobre estos pastizales (Nabte et al. 2013).

### Organización social

El aumento en el tamaño poblacional observado dentro de la RSPV, según los datos específicos del período 2006-2013, se dio principalmente por un aumento en la densidad de grupos (Fig. 4a) y en menor medida por el aumento en el tamaño medio de los mismos (Fig. 4b). Este cambio en el tamaño medio de los grupos no responde directamente a un aumento del tamaño de todas las unidades sociales si no al cambio en la proporción de las mismas, principalmente a una disminución de la tasa de encuentro de machos solitarios (Fig. 5). La disminución en la densidad de machos solitarios al aumentar la densidad poblacional

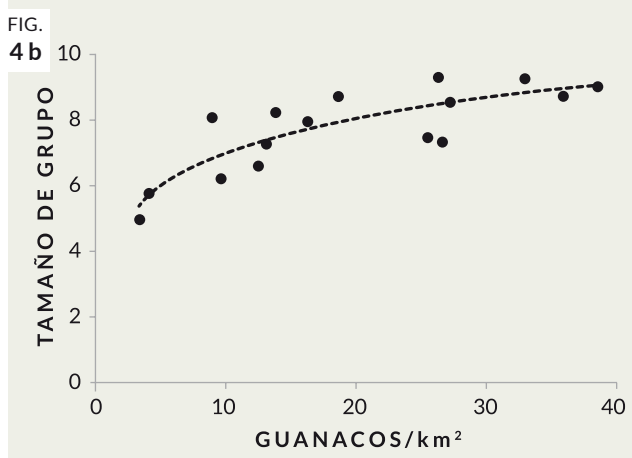
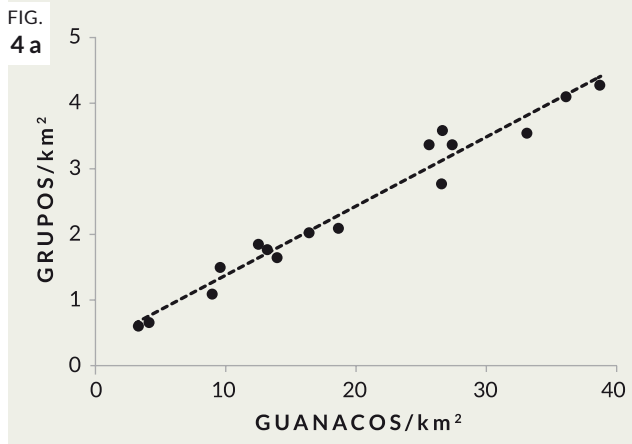


Figura 4. a) Densidad de grupos en función de la densidad de individuos durante 2006-2013. b) Tamaño de grupo promedio en función de la densidad poblacional durante el periodo 2006-2013. La línea punteada sólo representa la tendencia de los datos.

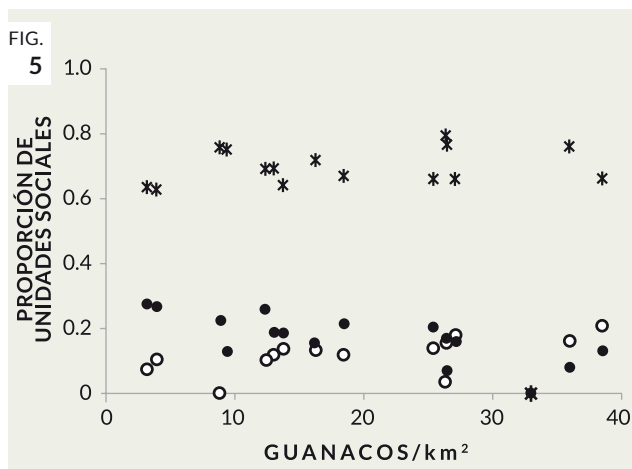


Figura 5. Proporción de unidades sociales respecto del total de grupos en que pudo determinarse su composición, en función de la densidad poblacional. Los asteriscos representan grupos familiares, los círculos negros representan machos solos y los círculos vacíos representan grupos de solteros.

es esperable a medida que los territorios se van ocupando por grupos familiares. El leve aumento en la tasa de encuentro de grupos de solteros tiene gran influencia sobre el tamaño de grupo promedio por su mayor tamaño. Los tamaños de grupo familiares y de solteros no mostraron relaciones significativas con los cambios de densidad poblacional. El grupo familiar promedio estuvo compuesto por un macho adulto y 5 hembras adultas (Fig. 6a). La presencia de crías y juveniles varió de acuerdo a lo esperado según la época en que se realizó el relevamiento (Marino & Baldi 2014). El grupo de solteros promedio estuvo compuesto por 14 individuos y mostró la alta variación típica de estas unidades sociales, con un rango de entre 2 y 75 individuos. El análisis posterior incluyendo datos del periodo 2014-2016 confirma las relaciones mencionadas aunque cabe destacar el aumento del tamaño medio de los grupos de solteros a 20 individuos (error estándar = 14,7; Fig. 6b).

### Habitación frente a los vehículos

Una de las respuestas más notables de la población de guanacos ante el cambio de manejo estuvo relacionada con el proceso de habituación a los vehículos observado durante los primeros años de monitoreo. A continuación reportamos algunos resultados respecto del comportamiento de huida ante la presencia de los vehículos en los caminos.

La probabilidad de que un grupo huya al percibir un vehículo estuvo afectada por la presencia de chulengos y la distancia al camino, siendo más probable la respuesta evasiva en los grupos con chulengos y cuanto más cercanos al camino se encontraban. La probabilidad de huida disminuyó progresivamente desde el año 2008 y las diferencias significativas respecto de las condiciones iniciales emergieron en el año 2011 (luego de cuatro años de registro). Las transectas menos transitadas, como las que atraviesan la CV4, mostraron respuestas acentuadas respecto de las más utilizadas, como son las que atraviesan las CV1, CV3 y CV5, indicando que la mayor exposición al estímulo asociado a la presencia de vehículos sin cazadores a bordo acelera la habituación de los grupos (Marino & Johnson 2012). Estos son los primeros resultados sobre habituación de los guanacos a los vehículos luego de suspender las actividades de caza. Las relaciones encontradas muestran la capacidad de estos animales para una rápida habituación si se generan las condiciones apropiadas, resaltando el potencial para la explotación turística de la especie.

### Reclutamiento

El reclutamiento (número de chulengos vivos por hembra al final de la temporada reproductiva) promedio fue

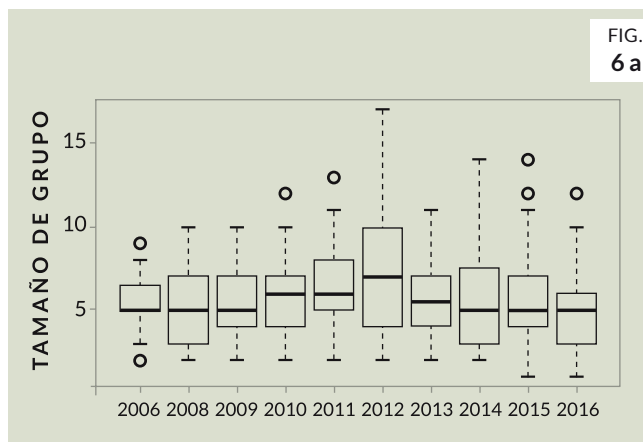
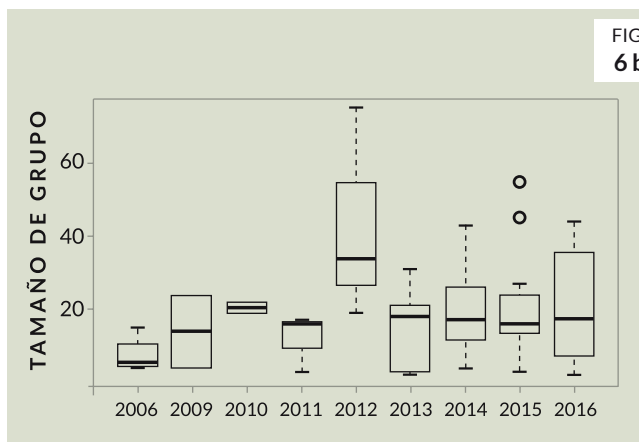
FIG.  
6 aFIG.  
6 b

Figura 6. a) Tamaño de grupo familiar (no se incluyen chulengos) y b) tamaño de grupo de solteros (en 2008 no se observaron grupos de solteros en la RVSP). Las líneas horizontales indican la mediana de los tamaños de grupo y las cajas el rango intercuartil, mientras que las barras equivalen aproximadamente a 2 desviaciones estándar y los círculos son observaciones atípicas. Cuando estas no están presentes, las barras indican valores máximo y mínimo.

de 0,52, es decir, aproximadamente un chulengo cada dos hembras, y varió muy poco durante el período de estudio (desvío estándar = 0,07%; coeficiente de variación = 13%). No se encontraron efectos significativos de la densidad o la disponibilidad de alimento per cápita sobre esta variable. El único factor que mostró tener una influencia estadísticamente significativa sobre el reclutamiento fue la productividad primaria anual relativa, aproximada mediante el índice verde EVI. Este efecto consistió en un leve incremento del reclutamiento en los años más productivos (Marino et al. 2014). Siendo el reclutamiento una de las tasas más sensibles a la limitación nutricional, la baja variabilidad relativa en la misma sugiere que a pesar de que la densidad ha aumentado considerablemente, el efecto de este crecimiento sobre la disponibilidad de alimento no llega a repercutir de forma evidente sobre la población de guanacos.

El crecimiento observado durante el período 2006-2012 es consistente con el ingreso de animales a la reserva además de la producción de chulengos por las hembras presentes. Durante esta primera fase de crecimiento, la densidad de guanacos en la RSPV aumentó dos veces más rápido que lo esperado según el reclutamiento observado, asumiendo una supervivencia máxima (Fig. 7; Marino et al. 2014). Este resultado implica que hubo un ingreso significativo de animales desde los campos vecinos. Entonces, si bien los alambrados son una fuente de mortalidad (la más común entre las causas identificadas en la reserva), no impiden el movimiento de los guanacos y la RSPV se comporta como una unidad poblacional abierta. A partir de 2012 se produce una desaceleración del crecimiento poblacional, consistente con un proceso de regulación denso-dependiente.

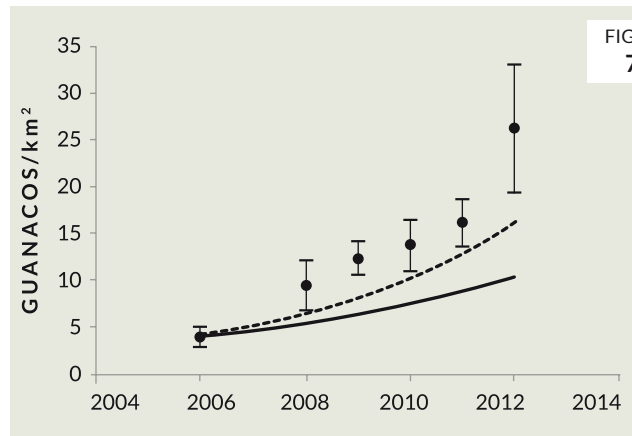
FIG.  
7

Figura 7. Densidad de guanacos dentro de la RSPV durante la fase de crecimiento poblacional (círculos negros, barras representan errores estándar). También se indica el crecimiento poblacional predicho durante el mismo período asumiendo que no hay ingreso de animales desde el exterior del área de estudio, considerando el reclutamiento observado (línea sólida) y el máximo reclutamiento posible para una población de guanacos (línea punteada). Modificado de Marino et al. (2014).

### Densidad de equilibrio y disponibilidad de alimento

El concepto de capacidad de carga de los pastizales descrito en secciones previas difiere del usualmente utilizado en ecología de poblaciones (Mysterud 2006), en el que la capacidad de carga suele definirse como el tamaño poblacional para el cual la tasa de incremento instantánea es igual a cero, es decir que el número de nacimientos más la inmigración compensan las pérdidas por mortalidad más emigración. Esta diferencia de enfoque suele producir confusiones ya que ambos valores no necesariamente coinciden. En este capítulo consideraremos las siguientes definiciones: la capacidad de carga de los pastizales (CC),



Comunidad vegetal	Densidad media 2012-2016 (DE) (guanacos/km <sup>2</sup> )	Rango de densidades observadas 2012-2016	CVar	K (equivalente adultos/km <sup>2</sup> )	CC 60-180 mm (equivalente adultos/km <sup>2</sup> )	% individuos en grupos de solteros
CV1	11,1 (1,25)	9,5-12,9	11	8,32	27,6-45,8	3,92
CV3	17,7 (5,3)	12,8-26	30	12,0	16,6-27,5	16,5
CV4	33,9 (9,05)	22,7-47,4	27	28,1	39,4-65,4	15,0
CV5	44,9 (19,5)	20,7-67,9	43	51,8	53,4-88,4	45,2

Tabla 1. Densidades locales observadas durante la fase de desaceleración del crecimiento poblacional en la RSPV (DE = desvío estándar); coeficiente de variación porcentual (CVar); densidades de equilibrio (K); capacidad de carga (CC) estimada para el rango de precipitaciones de invierno/primavera observado durante el período; porcentaje de individuos en grupos no territoriales.

como un atributo del ambiente y una función de la disponibilidad de forraje, y la densidad de equilibrio (K) como la densidad a la cual la tasa de incremento instantánea es nula o alrededor de la cual oscila la población una vez que ha alcanzado el equilibrio. La proyección de la tasa de incremento instantánea obtenida a partir de la trayectoria poblacional en la RSPV predice una densidad de equilibrio K para el área de estudio de 35,2 guanacos/km<sup>2</sup>. En cuanto a la disponibilidad de alimento, la biomasa seca promedio varió entre las comunidades vegetales evaluadas y los años muestreados. La disponibilidad de pastos mostró una estrecha relación con la lluvia acumulada en el invierno y la primavera, confirmando la alta variabilidad interanual de la CC para estos ambientes (datos no mostrados en este capítulo, para más información véase Marino et al. 2016). Las comunidades vegetales más productivas como la CV4 y CV5 mostraron los efectos más pronunciados mientras que las arbustivas (CV1 y CV3) fueron menos sensibles a la variación en las precipitaciones. Las caídas en la disponibilidad de forraje en años secos respecto de los húmedos alcanzaron valores de hasta el 40%.

La densidad de guanacos no es homogénea dentro de la RSPV si no que muestra marcados patrones a escala local (escala definida por las comunidades vegetales). Las densidades de guanacos alcanzadas en los últimos años de monitoreo están relacionadas en grado variable con la disponibilidad de alimento en las comunidades vegetales que ocupan y con la abundancia relativa de grupos familiares y de grupos no reproductivos (Tabla 1). Estos últimos pueden elevar considerablemente la densidad en áreas localizadas. Desde el año 2012, los números de guanacos en las comunidades CV1, CV3 y CV4 oscilan alrededor de las densidades de equilibrio estimadas a partir de las trayectorias correspondientes, sugiriendo la estabilización de los mismos. En los tres casos, las densidades de equilibrio se encuentran por debajo de la capacidad de carga mínima aproximada por la estimación de disponibilidad de pastos para el año más seco de la serie (Fig. 8).

En el caso de la comunidad CV5, que siendo la más productiva sostiene la mayor densidad de guanacos de la RSPV, no está claro si ha alcanzado el equilibrio. Si bien la trayectoria indica un K de 52 guanacos/km<sup>2</sup> (expresados como equivalentes adultos), debido a la alta variabilidad de las medidas y los todavía escasos indicios de desaceleración se debe considerar esta estimación con precaución hasta contar con datos adicionales. En esta comunidad casi la mitad de los individuos se encuentran en grupos de solteros, en contraste con las tres anteriores que presentan sólo entre el 4 y el 16% en estas unidades sociales y más del 80% en grupos familiares (Tabla 1). Cabe recordar que los machos de los grupos familiares expulsan de sus territorios a otros guanacos, mediante amenazas y agresiones, mientras que los solteros se mueven en grandes grupos entre dichos territorios. Las densidades de individuos en grupos familiares se mantienen por debajo de la CC calculada para el año más seco del período estudiado, en las cuatro comunidades relevadas. La concentración en algunas zonas de individuos en grupos de solteros ha elevado la densidad del estrato CV5 hasta un nivel que sobrepasa la CC estimada para el mínimo de precipitaciones del período estudiado, lo que implicaría un potencial excedente de carga en los años más secos. En esta comunidad la estimación de disponibilidad forrajera se realizó en los alrededores del monitor de vegetación, el cual está instalado en un área ocupada por grupos de solteros desde 2013. Como se describió en Pazos et al. (este libro) existe una menor cobertura de pastos perennes en los sitios ocupados por grupos de solteros que en los ocupados por grupos familiares dentro de esta comunidad. Esta situación podría implicar una subestimación de la disponibilidad forrajera y consecuentemente de la CC de esta comunidad en el caso de que esta menor cobertura respondiera a una reducción en la cantidad de plantas a partir del año 2013.

Una exploración de la distribución de grupos en la CV5 durante la fase de desaceleración del crecimiento pobla-



FIG.  
8

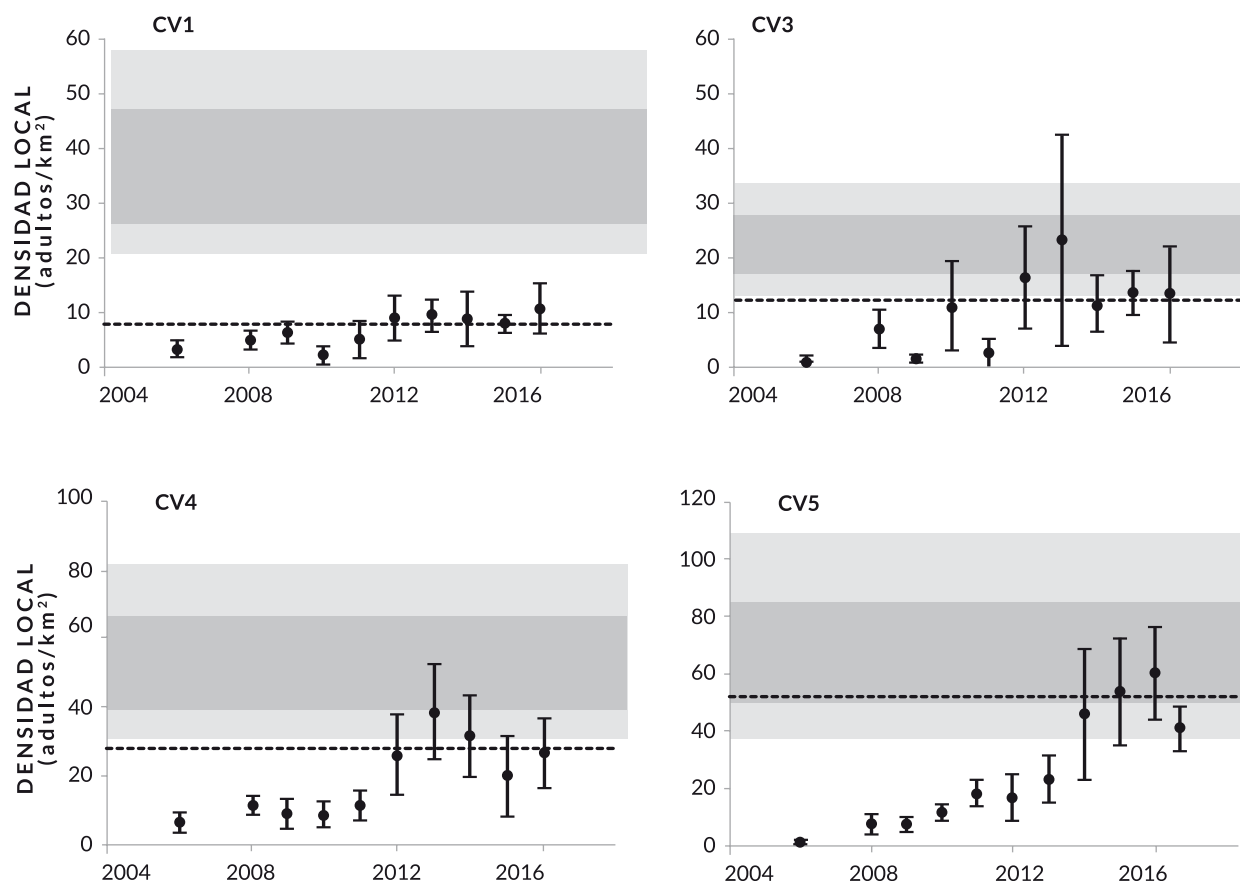


Figura 8. Densidades locales expresadas como equivalentes de guanaco adulto en las cuatro comunidades vegetales (CV) en las que se monitorea guanacos y vegetación. Las barras representan errores estándar. La línea discontinua representa la densidad de equilibrio K. La franja gris oscura representa la CC estimada para el rango de lluvias (acumulada en invierno-primavera) observado durante el periodo de estudio. La franja gris claro representa el intervalo de 95% de confianza de la CC estimada.

cional (2012-2016) indica que la zona de alta densidad durante este período se corresponde con un área de 0,5 km<sup>2</sup>, representando un 3% del área muestreada en dicha comunidad (Fig. 9 y 10). La densidad promedio en dicha área, que incluye el monitor de vegetación, es de 104 adultos/km<sup>2</sup>, con una notable variación temporal (desvío estándar = 88), y los machos solteros representan entre el 50 y el 80% de la carga mencionada. La densidad en el área adyacente para el mismo período presenta un promedio de 26,1 guanacos/km<sup>2</sup> y es mucho menos variable (desvío estándar = 6). El relevamiento más reciente, realizado en agosto de 2016, indica que la densidad de guanacos global en la RSPV ( $36,6 \pm 5,6$  guanacos/km<sup>2</sup>) se mantiene en el mismo nivel reportado en enero de 2016. Sin embargo, la densidad en la CV5 ha disminuido considerablemente (véase Anexo I), en tanto ha aumentado en las CV1 y CV3. Este resultado, no incluido en los mapas presentados en este capítulo, es consistente con la observación del desplazamiento de grupos de solteros a las dos comunidades adyacentes a la CV5.

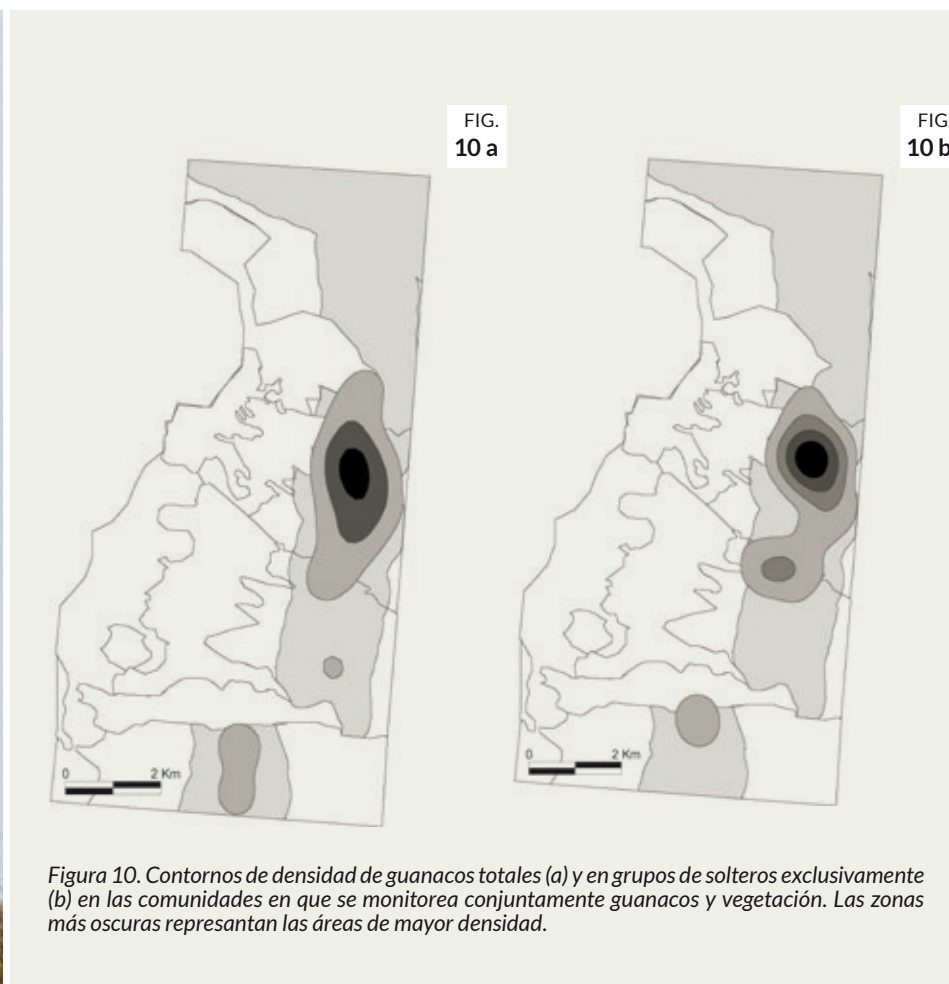
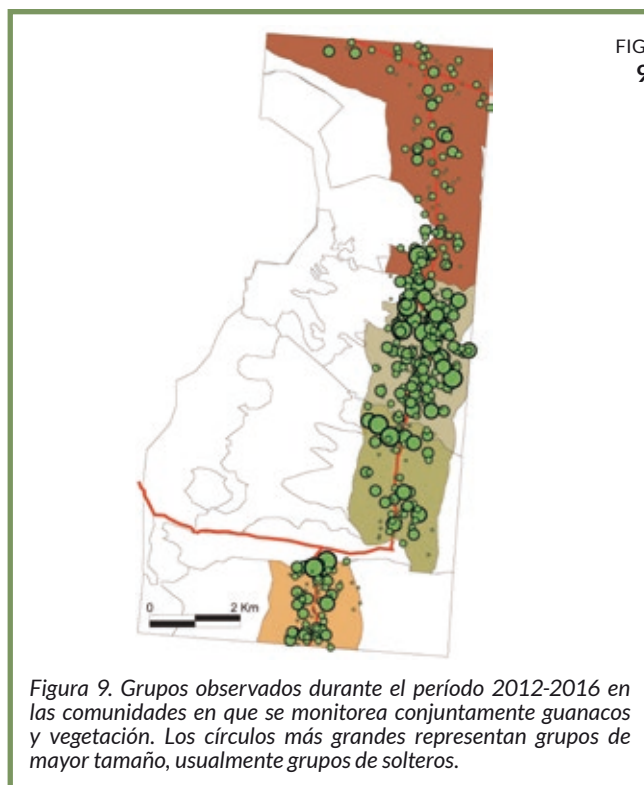
## IMPLICANCIAS DE LA INFORMACIÓN GENERADA EN SAN PABLO DE VALDÉS PARA EL MANEJO Y LA CONSERVACIÓN DEL GUANACO Y LOS PASTIZALES PATAGÓNICOS

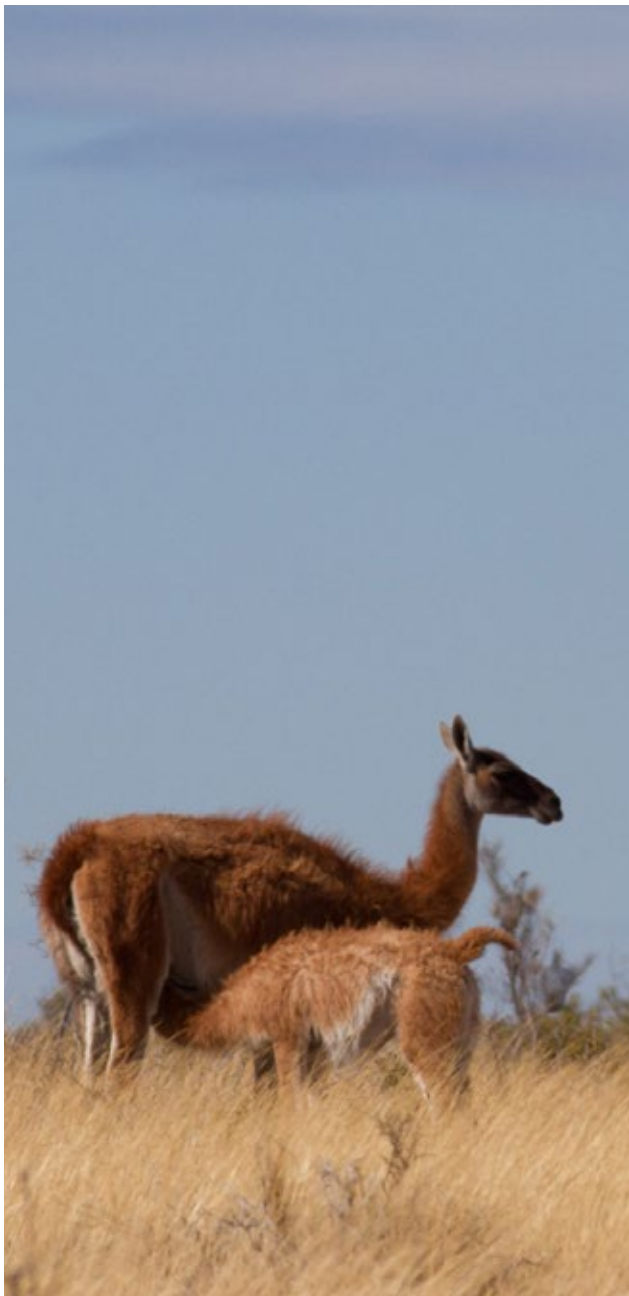
### Hipótesis de regulación poblacional

A partir del seguimiento de los guanacos de la RSPV durante 10 años se pudo observar un proceso de regulación de las densidades que implica: (i) la ausencia de denso-dependencia sobre el reclutamiento en los grupos familiares; (ii) el ingreso masivo de animales durante la fase de crecimiento poblacional; y (iii) densidades de equilibrio en niveles inferiores a los esperados según la disponibilidad de alimento. Estos resultados son consistentes con la idea de un sistema de auto-regulación de la densidad basado en la defensa territorial, en el que la disponibilidad de alimento y factores comportamentales interactuarían para de-









terminar el tamaño de los territorios y en última instancia, la densidad de grupos (Marino et al. 2016). Cabe recordar que el tamaño de los grupos familiares es independiente de la densidad de individuos por lo que ésta (la densidad poblacional) es directamente proporcional a la densidad de grupos. A partir del mecanismo postulado se puede inferir que la denso-dependencia, que en la mayoría de los ungulados opera sobre las tasas reproductivas, se trasladaría a las tasas de dispersión, manifestándose una vez saturados los territorios disponibles. Consecuentemente, se espera que las poblaciones crezcan hasta saturar los territorios y continúen expandiéndose en el espacio pero manteniendo densidades proporcionales a la disponibilidad de alimento.

Si bien la tasa de emigración de guanacos no ha sido medida sistemáticamente, la idea de un marcado éxodo de animales en poblaciones que han alcanzado el equilibrio es consistente con la percepción de investigadores, administradores y trabajadores rurales. La futura evaluación de los movimientos de guanacos hacia el exterior del área de estudio permitirá poner a prueba este aspecto de nuestra hipótesis.

Teniendo en cuenta que los modelos utilizados para el manejo de los grandes herbívoros se han desarrollado mayormente en base al estudio de ungulados del hemisferio norte, los cuales carecen de mecanismos de autorregulación como los mencionados en este capítulo, los resultados obtenidos en la RSPV son un valioso aporte tanto desde el punto de vista teórico como el aplicado. La densoindependencia en las tasas vitales de los individuos territoriales y la importancia del ingreso y, presumiblemente, el egreso de animales en las distintas fases de crecimiento poblacional representan desvíos relevantes respecto del enfoque tradicional a tener en cuenta al modelar la dinámica a nivel predial, como suele hacerse para derivar cuotas de cosecha o planificar otras medidas potencialmente riesgosas para las poblaciones de guanacos. Por ejemplo, iniciativas basadas en el supuesto de que la densidad de guanacos puede reducirse mediante un evento de cosecha de individuos sin que otros guanacos ingresen desde establecimientos vecinos habiendo quedado territorios vacantes; o que para ser explotada sustentablemente, una población deba ser llevada a una densidad umbral asumiendo que la reproducción opera de manera logística a escala predial, difícilmente redunden en medidas exitosas.

### Consecuencias ecológicas

El seguimiento de la población de guanacos de la RSPV permitió avanzar en la comprensión de los mecanismos de regulación de las densidades de guanacos y de otros herbívoros con sistemas de apareamiento basados en la defensa de recursos. La defensa territorial juega un papel fundamental en la regulación de las densidades de guanacos y, consecuentemente, en la intensidad y distribución de la presión de uso ejercida sobre los recursos forrajeros. Las diferencias en la cobertura de canopeo y pastos entre las zonas utilizadas exclusivamente por grupos familiares y por grupos no territoriales mostradas en Pazos et al. (este libro) apoyan la hipótesis de que la territorialidad implica un uso diferencial de los recursos forrajeros. El efecto de los grupos no territoriales, usualmente llamados grupos de solteros o grupos de machos, merecen una mención particular ya que todavía no contamos con información suficiente para evaluar acabadamente su impacto sobre la vegetación y el suelo. Es esperable que las interacciones de estos grupos, que se mueven masivamente y son capaces de desplazarse grandes distancias, con la

vegetación se parezcan más a la de los herbívoros migratorios. Éstos suelen aprovechar intensamente parches de alta productividad relativa, alternando entre distintas zonas (Lendrum et al. 2014). Si bien un pastoreo de mayor intensidad no necesariamente implica deterioro, todavía no contamos con información suficiente para entender la dinámica de estas interacciones y evaluar su impacto en el largo plazo. Por otro lado, estos grupos presentan baja frecuencia relativa y utilizan parches espacialmente acotados mientras que la mayor parte del área de estudio se encuentra bajo la influencia de los grupos territoriales.

Como ha sido descripto para especies de pequeños herbívoros, la defensa territorial limita la tasa de disturbio que una población puede ejercer sobre la vegetación en comparación con especies que no cuentan con mecanismos de auto-regulación, resultando en una utilización menos intensa y presumiblemente más homogénea de los recursos forrajeros (Nevo 1979; Seabloom & Reichman 2001). Exceptuando el patrón localizado de los solteros en el área del monitor de vegetación de la comunidad CV5 durante los últimos dos años, las densidades observadas en la RSPV oscilan en niveles inferiores a los esperados según el alimento disponible, incluso en años secos. En el contexto de la alta variabilidad interanual inherente a los pastizales de la Patagonia, este sistema de auto-regulación de la presión de uso representa una adaptación excepcional para amortiguar las consecuencias de la variabilidad climática y constituye la clave para un pastoreo sustentable. Esta notable adaptación comportamental se suma a otras morfológicas y fisiológicas que le otorgan al guanaco una gran eficiencia en el uso del forraje y el agua (Schmidt-Nielsen et al. 1957; San Martín & Bryant 1988; Puig et al. 2001) y que sugieren que, siendo una especie nativa que co-evolucionó con la vegetación de la región, ejerce un impacto sobre el ambiente substancialmente menor que el del ganado ovino.

La recuperación de la vegetación de la RSPV luego de la remoción de las ovejas (véase Pazos et al., este libro) apoya la idea de impacto diferencial del pastoreo de guanacos y ovinos sobre la vegetación. En este sentido, nuestros resultados resaltan las limitaciones e inconsistencias de los equivalentes ganaderos más utilizados a la hora de estimar la carga total de herbívoros o receptividad de las unidades de manejo, y planificar otras medidas con consecuencias potencialmente significativas, como cuotas de cosecha. Según el equivalente teórico utilizado para la zona [1 guanaco ~ 2 unidades ganaderas ovinas (UGOs)], la carga alcanzada por la población de guanacos de la RSPV expresada en equivalentes de guanaco adulto (70,4 UGOs/km<sup>2</sup> en 2016) es considerablemente mayor a la última carga ovina registrada en la RSPV antes de su exclusión (62 UGOs/km<sup>2</sup>) y a la carga media histórica reportada por Codesido et al. (2005) de 47 UGOs/km<sup>2</sup>. Estos equivalentes se basan en relaciones de peso corporal de

las especies y/o ensayos de consumo de animales tabulados que no incorporan las diferencias en eficiencia de asimilación del forraje o impacto relativo en condiciones naturales (Siffredi et al. 2013). Teniendo en cuenta que la vegetación de la RSPV se ha recuperado luego de la remoción del ganado y que a pesar del incremento observado en la población de guanacos, la misma se mantiene estable y sin indicios de deterioro, el uso que se le da a dichos equivalentes debería ser revisado.

La principal limitación en la interpretación de los resultados expuestos está dada por la extensión de la serie de datos utilizada, que puede resultar demasiado breve para abordar las cuestiones tratadas en este capítulo. Sin embargo, teniendo en cuenta la falta de información útil para responder las preguntas sobre los mecanismos de regulación de las poblaciones de guanacos, la información generada durante estos años en la RSPV tiene una relevancia incuestionable. El seguimiento de este monitoreo en el largo plazo permitirá evaluar el alcance de nuestras conclusiones en el contexto de la historia de vida de una especie longeva como el guanaco y la variabilidad interanual típica de los ecosistemas áridos. Los próximos años serán cruciales para verificar la estabilización de la densidad global y su equilibrio con la vegetación en la RSPV. Por el momento, nuestros resultados cuestionan la idea de crecimiento “descontrolado” de las poblaciones de guanacos y de su supuesta responsabilidad en la degradación de la estepa patagónica por sobrepastoreo a favor de la existencia de un mecanismo de auto-regulación de las densidades que promueve un pastoreo sustentable.

Finalmente, resaltamos la importancia del seguimiento sostenido de componentes clave del ecosistema, así como de las reservas de vida silvestre y su inserción en las matrices productivas, para generar información relevante en el marco de la planificación de un manejo sustentable de los recursos naturales de la región.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias a Andrés Johnson, Marcela Nabte, y a todos los asistentes de campo y guardaparques que colaboraron con el monitoreo de guanacos a lo largo de los años; el apoyo económico de FONCYT PICT 2014-2413, CONICET y Rufford Small Grant Foundation; el apoyo logístico del Centro Nacional Patagónico; las DFyFS y DCyAA de la provincia del Chubut por autorizar el trabajo en el área.



## ANEXO I - Distance sampling

La densidad poblacional se estima mediante el método *Distance Sampling* (Buckland et al. 1993), del cual se derivan estimaciones globales (para toda la RSPV) y por comunidad vegetal. La utilización de este método para realizar estimaciones de abundancia desde caminos suele ser cuestionada. Sin embargo, en el caso del guanaco, el método ha resultado robusto frente a la violación de sus supuestos y actualmente es el método recomendado para la escala predial (Marino & Rodríguez 2016). Una descripción detallada del *Distance Sampling* excede la intención de este capítulo pero cabe aclarar que cada estimación se computa a partir de una tasa de encuentro y tamaño de grupo promedios, y una función de detección. El método requiere, entre otras condiciones, contar con un mínimo de grupos observados para ajustar un modelo que describa la relación del proceso de detección de guanacos en función de la distancia al camino. El mínimo sugerido es de 60-80 observaciones (Buckland et al. 1993). En algunos casos, como en zonas de muy baja densidad de animales y/o áreas demasiado pequeñas, no es posible registrar los 60 grupos requeridos en un único relevamiento. Una forma de lidiar con este problema es realizar relevamientos en fechas sucesivas hasta alcanzar el tamaño muestral necesario, con la precaución de computar el esfuerzo correctamente y evitar la pseudo-replicación en la estimación de los intervalos de confianza.

En el caso de las densidades locales, es decir estimaciones por comunidad vegetal, difícilmente se puede obtener el mínimo de observaciones para realizar una estimación independiente con un nivel de esfuerzo razonable. Sin embargo, el método permite ajustar una función de detección para todo el área, para la cual sí se cuenta con el mínimo de observaciones necesario, y derivar estimaciones locales estratificando los otros dos componentes, que son la tasa de encuentro y el tamaño de grupo. Las estimaciones obtenidas de esta forma pueden ser útiles bajo determinadas condiciones pero deben ser utilizadas con precaución ya que tienen una serie de limitaciones y riesgos asociados. Entre otros, no son independientes entre sí ya que se derivan de la misma función de detección; usualmente provienen de un número reducido de transectas, por lo que el error asociado a la variación en la tasa de encuentro es considerablemente mayor que el de las estimaciones globales; de existir diferencias significativas en el proceso de detección entre los estratos, la utilización de una función de detección común puede provocar sesgos en las estimaciones locales. Por estas razones, es recomendable realizar un análisis integral de cada situación, atendiendo los niveles de precisión obtenidos y los potenciales sesgos.

En el caso particular de la RSPV, inicialmente fueron necesarios tres relevamientos para poder realizar una estimación global post-reproductiva. El paulatino aumento de densidad permitió disminuir el esfuerzo y actualmente es posible realizar una estimación de densidad con un nivel de precisión aceptable mediante un único relevamiento. Como cada estimación se realiza ajustando una función de detección exclusiva para la fecha en cuestión no hay riesgo de incluir efectos de las potenciales diferencias en los procesos de detección entre distintos años del monitoreo. En cuanto a las estimaciones locales, una función de detección global para derivar estimaciones por comunidad vegetal funcionó aceptablemente durante los primeros años.

Un re-análisis reciente de la serie de datos exclusiva de cada comunidad indica que durante los últimos años, la combinación de una función de detección global con la alta tasa de encuentro alcanzada en la CV5 ha provocado una sobreestimación de la densidad local. La CV5, que sólo representa un 17% del esfuerzo total en el relevamiento de la población de guanacos, presenta una fisonomía contrastante con el resto de las comunidades por ser una estepa herbácea en un terreno de ondulaciones suaves donde es posible detectar guanacos a grandes distancias. Uno de los parámetros de la función de detección es el ancho efectivo de banda (ESW por sus siglas en inglés) que permite computar el área relevada a la cual se referirán los grupos detectados. El ESW promedio de la función global es de 380 metros mientras que el exclusivo de la CV5 es de alrededor de 520 metros. Al utilizar la función

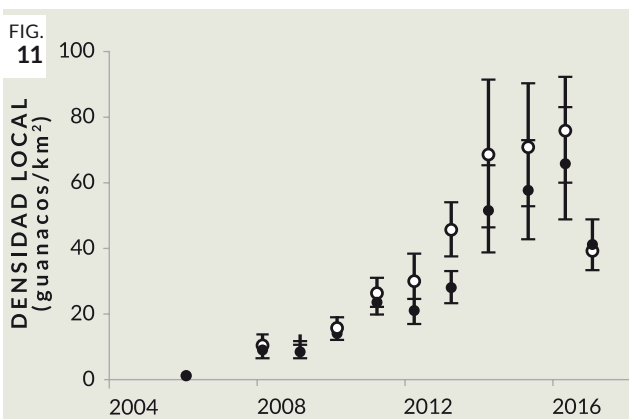


Figura 11. Densidad post-reproductiva en la CV5 durante el período de estudio. Los círculos blancos representan las estimaciones derivadas de una función de detección global para toda la reserva. Los círculos negros representan las estimaciones derivadas de una función de detección exclusiva para la serie de datos de la CV5. Las barras representan errores estándar. Se incluye estimación pre-reproductiva de agosto de 2016.

de detección global para derivar la estimación local de la CV5, el gran número de guanacos observado en la misma los últimos años del monitoreo queda referido a un área considerablemente menor a la efectivamente relevada en dicha comunidad, provocando una sobre estimación de la densidad local (Fig. 11). Por esta razón, las densidades locales correspondientes a la CV5 que se reportan en este capítulo se estimaron a partir de una función de

detección exclusiva para esta comunidad, a diferencia de las de las otras comunidades que se derivan de funciones globales estimadas independientemente para cada fecha relevada. Cabe aclarar que no se observan diferencias sistemáticas en la función de detección de la CV5 que alteren las estimaciones a pesar de los cambios comportamentales observados durante los primeros años de monitoreo.

## BIBLIOGRAFÍA

- BALDI, R; C CAMPAGNA & S SABA. 1997. Abundancia y distribución del guanaco (*Lama guanicoe*) en el NE del Chubut, Patagonia Argentina. *Mastozool Neotrop* 4:5–15.
- BALDI, R; DA DE LAMO; M FAILLA; P FERRANDO; MC FUNES ET AL. 2006. Plan Nacional de Manejo del Guanaco (*Lama guanicoe*). Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, República Argentina.
- BALDI, R; A PELLIZA SBRILLER; D ELSTON & SD ALBON. 2004. High potential for competition between guanacos and sheep in Patagonia. *J Wildl Manage* 68:924–938.
- BUCKLAND, ST; DR ANDERSON; KP BURNHAM & JL LAAKE. 1993. *Distance Sampling: Estimating abundance of biological populations*. Chapman & Hall, London.
- CODESIDO, M; AM BEESKOW; P BLANCO & A JOHNSON. 2005. *Relevamiento ambiental de la "Reserva de Vida Silvestre San Pablo de Valdés"*. Fundación Vida Silvestre Argentina. [http://www.fvsa.org.ar/reservasanpablo/es/descargas/Relevamiento\\_Ecologico\\_Rapido\\_SPValdes.pdf](http://www.fvsa.org.ar/reservasanpablo/es/descargas/Relevamiento_Ecologico_Rapido_SPValdes.pdf)
- FRANKLIN, WL. 1983. Contrasting socioecologies of South America's wild camelids: the vicuña and the guanaco. *Am Soc Mam Spec publ* 7:573–628.
- GOLLUSCIO, RA; VA DEREGIBUS & JM PARUELO. 1998. Sustainability and range Management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral* 8:265–284.
- LENDRUM, PE; CR ANDERSON JR; KL MONTEITH; JA JENKS & RT BWYER. 2014. Relating the movement of a rapidly migrating ungulate to spatiotemporal patterns of forage quality. *Mamm Biol* 79:369–375.
- MARINO, A & R BALDI. 2014. Ecological correlates of group-size variation in a resource-defense ungulate, the sedentary guanaco. *PLoS One* 9: e89060.
- MARINO, A & A JOHNSON. 2012. Behavioural response of free-ranging guanacos (*Lama guanicoe*) to land-use change: Habituation to motorised vehicles in a recently created reserve. *Wildlife Res* 39:503–511.
- MARINO, A; M PASCUAL & R BALDI. 2014. Ecological drivers of guanaco recruitment: variable carrying capacity and density dependence. *Oecologia* 175:1189–1200.
- MARINO, A; V RODRÍGUEZ & G PAZOS. 2016. Resource-defense polygyny and self-limitation of population density in free-ranging guanacos. *Behav Ecol* 27:757–765.
- MARINO, A & V RODRÍGUEZ. 2016. *Memoria del Taller de Síntesis "Nociones ecológicas clave para el manejo del guanaco en Patagonia"*. IPEEC-CONICET. Reporte Técnico N° 1. 39 pp.
- NABTE, M; A MARINO; MV RODRÍGUEZ; JA MONJEAU & S SABA. 2013. Range management affects native ungulate populations in Península Valdés, a World Natural Heritage. *PLoS One* 8: e55655.
- MYSTERUD, A. 2006. The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildl Biol* 12:129–141.
- NEVO, E. 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annu Rev Ecol Syst* 10:269–308.
- PETTORELLI, N; J OLAV VIK; A MYSTERUD; J M GAILLARD; CJ TUCKER & NC STENSETH. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends Ecol Evol* 20:503–510.
- PAZOS, G; V RODRÍGUEZ & A MARINO. 2013. Respuesta de un pastizal al reemplazo de un herbívoro doméstico por uno nativo en Península Valdes, Chubut. III Congreso de Pastizales del Mercosur. Santa Rosa, La Pampa. Pp. 211.
- PUIG, S; F VIDELA; MI CONA & SA MONGE. 2001. Use of food availability by guanacos (*Lama guanicoe*) and livestock in Northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *J Arid Environ* 47:291–308.
- RAEDEKE, KJ. 1979. *Population dynamics and socioecology of the guanaco (Lama guanicoe) of Magallanes, Chile*. PhD. University of Washington, Seattle.
- SAN MARTIN, F & FC BRYANT. 1988. Comparación de las tasas de pasaje de la fase líquida y de la fase sólida en el tracto digestivo de llama y ovino. Pp. 84–93 en: F San Martín & FC Bryant (eds) *Investigaciones sobre pastos y forrajes de Texas Tech University en el Perú*. Texas Tech University, Lubbock.
- SAN MARTIN, F & FC BRYANT. 1989. Nutrition of Domesticated South American Llamas and Alpacas. *Small Ruminant Res* 2:191–216.
- SCHMIDT-NIELSEN, B; K SCHMIDT-NIELSEN; TR HOUPTE & SA JARNUM. 1957. Urea excretion in the camel. *Mammalia* 20:477–483.
- SEABLOOM, EW & OJ REICHMAN. 2001. Simulation models of the interactions between herbivore foraging strategies, social behavior, and plant community dynamics. *Am Nat* 157:76–96.
- SIFFREDI, GL; F BOGGIO; H GIORGETTI; JA AYESA; A KROPFL & JM ALVAREZ. 2013. *Guía para la evaluación de pastizales: para las áreas ecológicas de sierras y mesetas occidentales y monte de Patagonia Norte*. Buenos Aires: Ediciones INTA.
- VALLENTINE, JF. 2000. *Grazing Management*. Second edition. Academic Press.
- VON THÜNGEN, J. 2003. *Guía práctica para la cría extensiva de guanacos en la Patagonia*. INTA-EEA Bariloche, Bariloche.